

Г. И. Кириллова, Е. Г. Ефремова

ВЛИЯНИЕ ФОТОПЕРИОДА НА ГИСТОГЕНЕЗ СОЦВЕТИЯ ТИМОФЕЕВКИ ЛУГОВОЙ

Последовательность образования органов при формировании метельчатых и колосовых соцветий была установлена еще И. Шмальгаузенем (1870). Интерес к исследованиям морфогенеза соцветий злаков вновь возник в 30-е годы нашего столетия в связи с изучением ставшей самостоятельной проблемы индивидуального развития растений. В этом плане был исследован и описан процесс формирования соцветия у зерновых злаков (Bonnett, 1935, 1936; Сапегин, 1938; Заблуда, 1948; Куперман, 1955; Чижев, 1949; Батыгина, 1974).

Изучению морфогенеза соцветия побегов многолетних злаков были посвящены работы Ивенса и Гровера (Evans, Grover, 1940), Холта (Holt, 1954), Е. И. Ржановой (1955), Бернарда (Barnard, 1955, 1956, 1964), Бреммер-Райндерса (Bremer-Reinders, 1958), Шермана (Sharman, 1960а, б), И. К. Кишкина (1964, 1972) и ряда других авторов. Этими исследованиями подтверждена установленная ранее последовательность морфогенеза соцветия и описаны особенности этого процесса у отдельных видов при развитии в условиях длинного дня. Однако гистогенез органов соцветия тимopheевки и других злаков, выращиваемых после его заложения в условиях неблагоприятного фотопериода, почти не изучен. Поэтому для более полного выяснения особенностей формирования генеративных органов на коротком фотопериоде мы поставили себе задачей проследить, как происходит заложение и развитие султана, колоска и цветка у тимopheевки луговой *Phleum pratense* L. Опыт проводился в 1974 г. в ботаническом саду Уральского университета. Растения выращивались в глиняных сосудах, наполненных почвой, смешанной в пропорции 2 : 1 с торфяной крошкой. В сосуды были внесены удобрения из расчета на 2 кг сухой почвы: 0,15 г N; 0,10 г P₂O₅; 0,10 г K₂O. Посев производился сухими семенами 24 мая. После появления всходов 5 июня провели прореживание, оставляя по 10 растений на сосуд. Опыт включал 4 варианта.

1 вариант — все время на естественном длинном дне (ЕДД);
2 вариант — на ЕДД до развертывания 4-го листа (1 июля), переведены на 10-часовой день (КД);

3 вариант — на ЕДД до развертывания 5-го листа (9 июля), переведены на КД;

4 вариант — на ЕДД до развертывания 6-го листа (16 июля), переведены на КД.

Фиксация материала была начата 2 июля и продолжалась до конца месяца, т. е. до полного выхода соцветия из влагалища последнего листа. Пробы для последующего гистологического анализа формирующегося соцветия брали через один день в 7—8-кратной повторности. Верхушки главных побегов фиксировали в смеси Навашина. Постоянные препараты готовили по общепринятой цитологической методике (Прозина, 1960). Микротомные продольные срезы конуса нарастания толщиной 7—9 мк, окрашенные гематоксилином по Гайденгайну, изучали и фотографировали под микроскопом МБИ-6.

Морфологические изменения в конусе нарастания злаков при переходе к генеративному развитию большинство исследователей отмечают как значительное его удлинение по сравнению с вегетативным состоянием, сегментацию базальной части и последовательное акропетальное заложение листовых валиков-брактей. При образовании оси соцветия происходит перераспределение органогенной деятельности: заложение пазушных конусов нарастания (будущих ветвей соцветия, колосков и цветков) опережает заложение и рост листовых зачатков этих образований, и листообразовательная деятельность главного конуса нарастания прекращается. Листовые брактей в дальнейшем остаются неразвитыми и редуцируются (Заблуда, 1948; Куперман, 1955; Ржанова, 1955; Barnard, 1955; Петрова, 1962; Киршин, 1964, 1967). Дальнейшая дифференциация ведет к формированию соцветия.

Лопasti будущего султана возникают как бугорки меристематической ткани в результате периклиальных делений одной или нескольких клеток корпуса, расположенных в промежутке между двумя брактями. У тимopheевки луговой наблюдается быстрое образование зачатков ветвей 3-, 4-, 5- и даже 6—7-го порядков (Ржанова, 1955; Киршин, 1967). Эти оси высших порядков в дальнейшем дифференцируются как одноцветковые колоски.

На колосковом примордии в результате периклиальных делений друг против друга возникают меристематические бугорки — будущие колосковые чешуи. Таким же образом закладывается и нижняя цветковая чешуя. Следовательно, колосковые и цветковые чешуи закладываются так же, как и листовые примордии на главном конусе нарастания. Это отмечается и в исследованиях ряда авторов (Barnard, 1955, 1956; Петрова, 1962; Tram Van Nam, 1973).

Большинство исследователей считают, что лодикулы появляются на цветочном примордии позже тычинок, снаружи от них,

в результате периклинальных делений клеток туники. На препаратах нам не удалось уловить начальный момент возникновения лодикул.

Заложение тычинок и пестика происходит после образования покровных органов цветка и определяется как V этап органо-генеза по Куперман. Зачаток тычинки возникает как очаг периклинальных делений клеток субгиподермы, т. е. как осевое образование на конусе нарастания цветка. Это согласуется с литературными данными (Barnard, 1955, 1956, 1964; Sharman, 1945, 1960a, b; Сурков, 1961; Петрова, 1962; Leins, Stadler, 1973; Posłuszny, Sattler, 1974; Батыгина, 1974).

Таким образом, гомологичность отдельных органов вегетативного побега, соцветия и цветка у многолетних злаков может быть установлена не только по локализации этих органов на различных ветвях побега, но и путем исследования процесса их гистогенеза.

Гомологичные по своему происхождению органы в процессе формирования оказываются неодинаковыми по строению и форме и выполняют разные функции. Различия фитомеров, образующихся в процессе дифференциации конуса нарастания вегетативного побега, и фитомеров, возникающих на конусах нарастания формирующегося соцветия, имеют качественный характер. Они обусловлены внешними и внутренними факторами.

Ведущим фактором морфогенеза соцветия у многолетних злаков является фотопериод. В условиях неблагоприятного фотопериода происходит нарушение гармоничности в процессе заложения отдельных органов соцветия, роста появившихся зачатков, детерминации и образования на них зачатков органов более высокого порядка. Оно, очевидно, непосредственно связано с изменениями в нуклеиновом и ауксиновом обмене в клетках конусов нарастания зачаточного соцветия. При этом может происходить не только задержка морфогенеза, но и передетерминация дальнейшего развития заложившихся зачатков, что отчетливо проявляется в явлении вегетативного израстания соцветий.

Вегетативное израстание или пролификация соцветий и цветков встречается у различных растений (Лейсле, 1961; Федоров, 1958; Корякина, 1964; Кишин, 1963; Gehlot, 1972; Liliane, 1974; Moham Ram, Vijay Laxmi Nauya, 1974).

Степень и характер израстания соцветий неодинаковы и зависят от того, как далеко зашел процесс дифференциации зачаточных соцветий. В зависимости от этапа формирования соцветия, на котором растение попадает под действие неблагоприятного фотопериода, те или иные зачатки органов цветка могут превращаться в вегетативные органы.

Наиболее сильное израстание соцветий в нашем опыте наблюдалось во 2-м и 3-м вариантах. Во 2-м варианте растения тимовейки луговой были переведены на короткий день после 25-дневного развития в условиях длинного дня, а в 3-м варианте — после 34-дневного. Признаки израстания соцветий можно пронаблюдать

на препаратах, сделанных из проб, которые взяты через 15—20 дней от начала воздействия неблагоприятного фотопериода. Отличить внешне изросшие цветки в соцветии при визуальном рассмотрении можно только после выколашивания растений.

Чаще всего израстала нижняя цветковая чешуя. Она превращалась в настоящий зеленый лист с пластинкой, влагалищем и

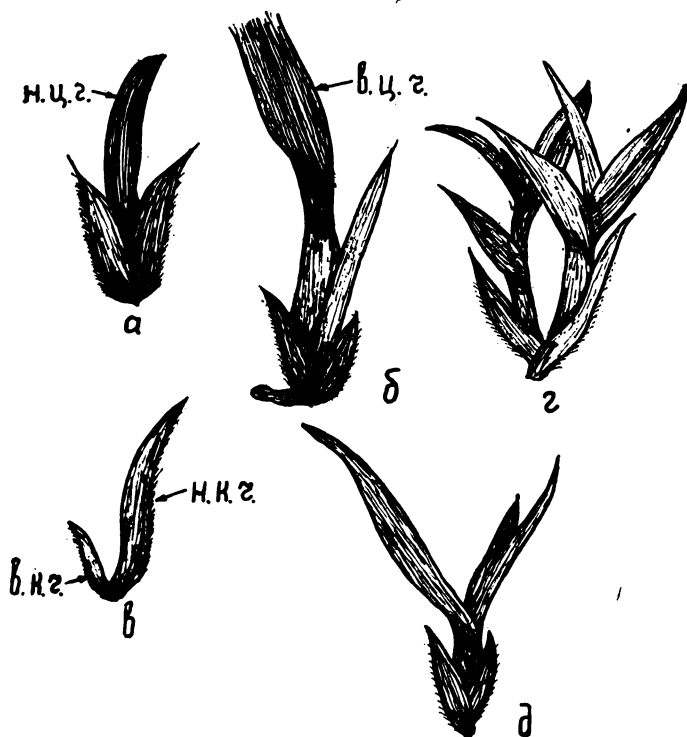


Рис. 1. Израстающие колоски тимopheевки луговой: н.к.ч.— нижняя колосковая чешуя; в.к.ч.— верхняя колосковая чешуя; н.ц.ч.— нижняя цветковая чешуя; в.ц.ч.— верхняя цветковая чешуя.

Обозначения а, б, в, г, д объясняются в тексте.

язычком (рис. 1а). Встречались колоски с неодинаковыми по размеру колосковыми чешуями (рис. 1б), с сильно вытянутой верхней цветковой чешуей (рис. 1в).

Однако гистологическую картину начальных этапов израстания соцветия можно наблюдать на постоянных препаратах гораздо раньше. На рис. 2 отчетливо видно вытягивание цветковых чешуй при отсутствии дифференциации конуса нарастания цветка на тычинки и пестик. Возможно, в дальнейшем эта недифференцированная меристема зачатка может стать конусом нарастания вегетативного побега (рис. 1д), т. е. она будет продолжать функцио-

нирывать как бы на первоначальном уровне (Киршин, 1963). Это подтверждает рис. 3: видно периклиальное деление клеток туники, что свидетельствует о заложении листовых зачатков, при заметном вытягивании колосковых и цветковых чешуй.

При морфологическом анализе нам не встретились видоизмененные лодикулы, но на продольных срезах формирующегося

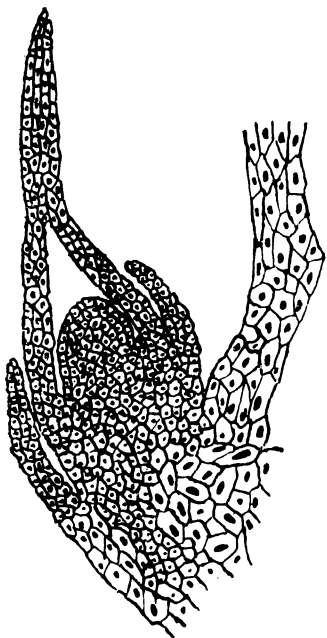


Рис. 2. Продольный медианный срез через формирующийся колосок. Заметно сильное вытягивание цветковых чешуй.

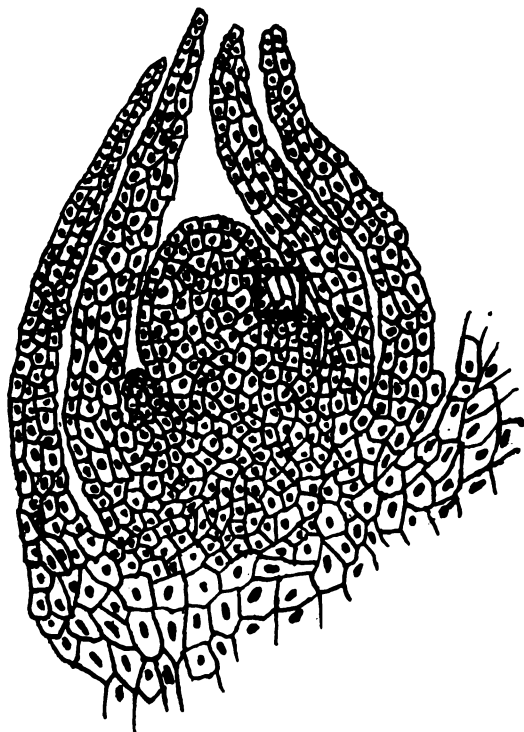


Рис. 3. Переход конуса нарастания цветкового зачатка в вегетативное состояние (□ обозначены периклиальные деления в 1-м слое туники при заложении листьев).

соцветия тимофеевки во втором варианте можно заметить ненормальное развитие лодикулы, сильное ее вытягивание в сравнении со второй лодикулой.

В некоторых соцветиях были обнаружены колоски, изросшие в два вегетативных побега (рис. 1г). Это может свидетельствовать о заложении двухцветкового колоска.

По мнению А. К. Федорова (1958), способность многих растений в условиях, подавляющих развитие генеративных органов, переходить к вегетативному размножению (чем является пролификация), представляет одну из эволюционных особенностей, способствующих сохранению и увеличению численности вида.

Мнения большинства исследователей совпадают в том, что анализ аномального развития отдельных членов цветка злаков имеет существенное значение для решения проблемы происхождения цветка (Каден, 1958а, б; Бейкина, 1961; Федоров, 1958).

На основании проведенного исследования можно сделать вывод о гомологичности бракт, колосковых, цветковых чешуй и лодикул и листьев на вегетативном побеге. Зачатки лопастей соцветия, колоски и тычинки гомологичны зачаткам почек вегетативного побега. Влияние короткого фотопериода тормозит скорость органогенеза, при этом нарушается образование латеральных органов. Интенсивность и особенности израстания соцветия изменяются в зависимости от возраста растения.

ЛИТЕРАТУРА

- Батыгина Т. Б., 1974. Эмбриология пшеницы. Л.
- Бейкина А. Д., 1961. О некоторых аномалиях в развитии цветка у джута длинноплодного (*Corchorus olitorius* L.). — «Ботан. ж.», 46, № 3, 348—356.
- Заблуда Г. В., 1948. Влияние условий роста и развития на морфогенез и продуктивность хлебных злаков. — «Агробиология», № 1, 78—91.
- Каден Н. Н., 1958а. Апокарпия гинецея и плода злаков по данным сравнительной морфологии. — «Научн. докл. высш. школы. Биол. науки», № 3, 113—123.
- Каден Н. Н., 1958б. Апокарпия гинецея и плода злаков по данным тератологии. — «Научн. докл. высш. школы. Биол. науки», № 4, 111—117.
- Киршин И. К., 1963. О вегетативной пролификации соцветий у многолетних злаков. — «Ботан. ж.», 48, № 1, 35—41.
- Киршин И. К., 1964. Фотопериодические реакции тимфеевки луговой. — «Зап. Свердлов. отд. ВБО», вып. 3, 69—85.
- Киршин И. К., 1967. Динамика роста и генеративного развития многолетних злаков. Автореф. докт. дис. Свердловск.
- Киршин И. К., 1972. Значение фотопериодического фактора для формирования генеративных побегов у луговых злаков. — «С.-х. биология», 7, № 5, 699—706.
- Корякина В. Ф., 1964. Особенности роста и развития многолетних кормовых растений. М. — Л.
- Куперман Ф. М., 1955. Основные этапы развития и роста злаков. — В кн.: Этапы формирования органов плодоношения злаков, 1, 26—33. М.
- Лейсле Ф. Ф., 1961. Данные экспериментальной морфологии и вопрос о природе цветка. — В кн.: Морфогенез растений, 2, 491—497. М.
- Петрова Л. Р., 1962. Гистогенез органов колоса пшеницы, выращенной при охлаждении корневой системы. — «Тр. БИН АН СССР», сер. 7, вып. 5, 130—147.
- Прозина М. Н., 1960. Ботаническая микротехника. М.
- Ржанова Е. И., 1955. Основные этапы формирования органов плодоношения тимфеевки луговой. — В кн.: Этапы формирования органов плодоношения злаков, 1, 211—241. М.
- Сапегин А. А., 1938. Ход развития колоса пшеницы. — «ДАН», 18, № 3, 191—193.
- Сурков В. А., 1961. Онтогенез и морфологическая природа членов цветка у злаков. — «Ботан. ж.», 46, № 8, 1134—1143.
- Федоров А. К., 1958. Израстание соцветия у тимфеевки луговой. — «Природа», № 6, 114.
- Чижов Б. А., 1949. Определение фаз развития зачаточного колоса у яровой пшеницы по появлению листьев. — «Тр. ин-та физиол. растений им. Тимирязева», 6, № 2, 282—290.

Шмальяузен И., 1870. О последовательности образования побегов в соцветии злаков.—«Тр. Спб. о-ва естествоиспытателей», 1, № 2, 161—187.

Bonnett O. T. 1935. The development of the barley spike.—“J. agric. Res.”, 51, N 5, 451—457.

Bonnett O. T. 1936. The development of the wheat spike.—“J. agric. Res.”, 53, N 6, 445—451.

Barnard C., 1955. Histogenesis of the inflorescence and flower of *Triticum aestivum* L.—“Austral. J. Bot.”, 3, N 1, 1—20.

Barnard C., 1956. Floral histogenesis in the monocotyledons. 1. The Gramineae.—“Austral. J. Bot.”, 5, N 1, 1—20.

Barnard C., 1964. Form and structure.—In: Grasses and Grasslands. London—Melbourne, 57—72.

Bremer-Reinders D. E., 1958. The early stages of development in the rye spike.—“Acta Bot. Neerlandica”, N 7, 223—232.

Evans M. W., Grover F. O., 1940. Development morphology of the growing point of the shoot and the inflorescence in grasses.—“J. agr. Res.”, 61, N 7, 481—520.

Gehlot M. S., 1972. Proliferation of flowers in some species of *Tephrosia* in the Indian desert.—“Ann. Arid. Zone”, 11, N 3—4, 231—233.

Holt J. V., 1954. Initiation development of the inflorescence of *Phalaris arundinacea* L. and *Dactylis glomerata* L.—“Jowa State Coll. J. Sci.”, 22, N 4, 603—621.

Liliane S., 1974. Etapes morphogénétiques de la mise à fleur chez *Impatiens balsamina* L. cultivar “Buisson fleuri”.—“C.r. Acad. Sci.”, 278, N 1, 45—48.

Leins P., Stadler P., 1973. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen am Androeceum der Alismataceae.—“Österr. bot. Z.”, 121, N 1—2, 51—63.

Moham Ram H. Y., Vijay Laxmi Nayyar, 1974. A case of reversion of flower of *Nymphaea mexicana* to vegetative condition.—“Curr. Sci.”, (India), 43, N 9, 290—291.

Posluszny U., Sattler R., 1974. Floral development of *Potamogeton richardsonii*.—“Amer. J. Bot.”, 61, N 2, 209—216.

Sharman B. C., 1945. Leaf and bud initiation in the gramineae.—“Bot. Gaz.”, 106, N 3, 269—289.

Sharman B. C., 1960a. Development of the inflorescence and spikelets in *Anthoxanthum odoratum* L. (sweet vernal grass).—“New Phytologist”, 59, N 1, 60—64.

Sharman B. C., 1960b. Development anatomy of the Stamen and Carpel primordia in *Anthoxanthum odoratum*.—“Bot. Gaz.”, 121, N 3, 192—198.

Tram Van Nam, 1973. Sur la valeur morphologique des lemmes de graminées.—“Bull. Mus. nat. hist. natur. Bot.”, N 8, 33—57.